

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2022.10.007

甘蓝型油菜一次分枝角度主效基因 染色体定位和候选基因挖掘

井付钰, 王瑞, 徐新福, 曲存民, 卢坤, 李加纳

西南大学农学与生物科技学院/南方山地农业教育部工程研究中心, 重庆 400715

摘要: 一次分枝角度是构建甘蓝型油菜理想株型的重要性状之一。本研究以分枝角度大的纯系黄花亲本 62 与分枝角度小的纯系粉花亲本 77 为亲本构建 114 个双单倍体(Double Haploid, DH)群体株系, 通过基于测序的基因分型(Genotyping by Sequence, GBS)技术简化测序获得单核苷酸多态性(Single Nucleotide Polymorphism, SNP)数据, 考察 DH 群体一次分枝角度表型, 利用一般线性模型(General Linear Model, GLM)进行全基因组关联分析。结果表明: 该群体 GLM 模型检测到 8 个显著 SNP 位点都分布在 A07 染色体, 解释了 25.21%~35.05% 的表型变异。定位区间内分析和注释了 49 个基因, 通过京都基因与基因组百科全书(KEGG)通路富集分析推测甘蓝型油菜一次分枝角度主效基因为编码 GH3 家族蛋白的 *BnaA07g01910D* 基因, 此基因负责细胞繁殖扩增可能影响分枝角度表型。该研究结果有助于解析甘蓝型油菜分枝角度的遗传基础和调控机制, 为指导分枝角度遗传改良奠定了基础。

关键词: 甘蓝型油菜; 一次分枝角度; 关联分析; 染色体定位

中图分类号: S634.3

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2022)10-0056-09

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Chromosome Location and Candidate Gene Mining of Major Genes for Primary Branching Angle in *Brassica napus* L.

JING Fuyu, WANG Rui, XU Xinfu,
QU Cunmin, LU Kun, LI Jiana

College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University/Engineering Research Center of
South Upland Agriculture, Ministry of Education, Chongqing 400715, China

Abstract: Primary branching angle is one of the important traits for constructing ideal plant type of *Brassica napus* L. In this study, a DH population of 114 lines was constructed by using pure line of yellow petal color parent 62 with large branching angle, and pure line of pink petal color parent 77 with small branching

收稿日期: 2021-11-17

基金项目: 国家现代农业产业技术体系资助项目(CARS-12).

作者简介: 井付钰, 硕士研究生, 主要从事油菜育种研究.

通信作者: 王瑞, 副研究员, 硕士研究生导师.

angle as parents. SNP data was obtained by GBS simplified sequencing. The primary branching angle phenotype of DH population was investigated. The genome-wide association analysis was performed using a general linear model (GLM). The results showed that eight significant SNP loci detected with GLM model in this population were distributed on chromosome A07, explaining 25.21%–35.05% of phenotypic variation. A total of 49 genes were analyzed and annotated in this region. KEGG analysis suggested that the major gene for primary branching angle in *B. napus* is *BnaA07g01910D*, which encodes GH3 family proteins. This gene is responsible for cell proliferation and amplification, possibly affect the branching angle phenotype. The study will help to analyze the genetic basis and regulation mechanism of branch angle in *Brassica napus* L., and offer essential information for guiding genetic improvement of branch angle.

Key words: *Brassica napus* L.; primary branching angle; association analysis; chromosome location

甘蓝型油菜分枝角度主要指有效分枝与主茎之间形成的夹角^[1]. 分枝角度是检测植物空间分布能力的一个重要指标, 受遗传因素、植物激素和环境因素等多重因素调控^[2-4]. 甘蓝型油菜株型高大、分枝多且长, 而分枝角度太大会造成分枝间相互交叉缠绕, 降低机械收获时的分行、切割和输送效率^[5], 油菜机械化收获产量的取得得益于小的分枝角度^[6]. 王俊生等^[7]提出理想油菜株型应该包括成株期分枝角度较小等一系列特征. 曾川等^[8]发现油菜株型在开花期和角果形成期应表现为分枝紧凑. 陈新军等^[9]研究发现分枝角度小的紧凑型品种更抗倒伏, 单株生产力较高, 同时机械化收获产量也较高. 李扬等^[10]提出分枝角度的大小决定油菜冠层结构的紧凑度, 而紧凑度适宜的株型既可以提高种植密度, 也可以减少机械化收获时因植株分枝间的缠绕造成的产量损失. 张倩^[11]发现株型紧凑的油菜更适宜密植, 对群体的产量和抗倒伏性贡献率较高.

目前, 对于油菜分枝角度基因定位的研究还较少. 张倩^[11]对分枝形态差异较大的两个亲本 F₂ 后代进行研究, 检测到 1 个位于 LG₁ 连锁群上的分枝角度数量性状座位 (Quantitative Trait Locus, QTL), 该 QTL 分布在标记 SWUC893 和 SWUC816b 之间. 段秀建^[12]在研究油菜自然群体的分枝角度时发现 1 个候选基因, 该基因与拟南芥基因 AT5G14090 (AtLAZY1) 同源, 且该基因的调节机制主要是重新分布植物内的生长素, 从而调节腋芽的向地性, 达到改变分枝角度大小的作用. 沈钰森^[13]利用小孢子培养得到的 DH 群体进行遗传分析, 在全基因组范围内检测到 17 个与分枝角度性状相关的 QTL, 其中位于 A03 上的 1 个 QTL 和 C03 上的 2 个 QTL 为新发现的主效 QTL, 检测到 SAUR30 (*BnaC03g14890D*) 和 SAUR55 (*BnaC03g16420D*) 可能与生长素早期响应和油菜分枝角度大小的调控相关. 孙程明^[14]利用 Illumina 60K SNP 芯片对 520 份甘蓝型油菜材料进行基因分型, 联合使用 3 种模型, 共检测到 56 个显著位点, 预测到 77 个候选基因. 汪文祥等^[15]以小孢子培养得到的 DH 群体为实验材料, 利用油菜 60K SNP 芯片对 DH 群体基因分型, 定位到 17 个分枝角度 QTL, 并获得 1 个与分枝角度相关的候选基因 VAMP714, Wang 等^[16]采用集团分离分析法 (BSA) 结合下一代测序技术对分枝角度 QTL 进行精细绘制, 鉴定出一个位于 A06 染色体上的主效 QTL, 并在该 QTL 区域鉴定出多个基因, 其中 *BnaA0639380D* 可能是油菜分枝角度的候选基因.

本文以分枝角度大的纯系黄花亲本 62 与分枝角度小的纯系粉花亲本 77 为亲本构建 114 个 DH 群体株系, 通过 GBS 简化测序^[17] 获得 SNP 数据, 考察 DH 群体一次分枝角度表型, 利用一般线性模型 (General Linear Model, GLM)^[18] 进行全基因组关联分析.

1 材料和方法

1.1 材料

黄花亲本 62 和粉花亲本 77 都是小孢子加倍后的纯系材料. DH 群体为 (黄花 62 × 粉花 77) F₁ 花粉小孢子加倍成功的 114 个基因型株系.

1.2 方法

2018年9月—2019年5月,将亲本和DH群体种植于重庆市北碚区歇马镇西南大学油菜生物学团队育种基地.每个材料种植3行,每行8株,行距40 cm,株距30 cm,田间管理按常规方式进行.2个亲本材料分别为62-1,77-1.62-1为分枝角度大的亲本,平均一次有效分枝角度为 43.4° .77-1为分枝角度小的亲本,平均一次有效分枝角度为 38.0° .油菜主茎上的一次分枝角度和主茎的夹角直接用量角器测量.分枝角度(BT)在群体中每个单株测5次夹角值,选长势一致的5个单株进行测量.

1.3 DH群体GBS测序和数据处理

2018年12月,采集亲本和DH群体植株嫩叶, 20°C 保存备用.2019年1月送北京诺禾致源生物信息科技有限公司测序.2个亲本DNA建库类型为DNA-350 bp,以Illumina HiSeq PE150方法测序,测序得到的总碱基数与待测基因组大小的比值即测序深度,该数值为 $30 \times [19-20]$.DH子代进行GBS简化基因组测序.利用GBS-SNP-CROP^[13]分析流程通过barcode文件得到114个DH子代系的双末端测序文件.以法国甘蓝型油菜Darmor-bzh为参考组,采用BWA-mem软件比对测序reads到参考组,并通过SAMtools^[21]软件参数mpileup获得114个DH子代系的SNP数据.

用Excel 2019计算出每个性状的平均值,通过R3.5.0软件包画出分枝角度频数分布直方图和概率密度曲线图(图1).用SPSS统计分析软件计算出数据的统计信息,并用Kolmogorov-Smirnov^[21]方法验证数据的正态分布.

1.4 全基因组关联分析(GWAS)

利用TASSEL关联分析软件^[22]中的一般线性模型,结合基因型数据,进行全基因组关联分析,以每个SNP位点的 $-\log_{10}(P)$ 观察值和期望值,绘制Quantile-Quantile散点图(QQ Plot)和曼哈顿图(Manhattan Plot).在Manhattan Plot中,SNP位点P的阈值小于 2.59×10^{-6} ,表示位于该阈值以下的SNP位点与性状关联程度较强.

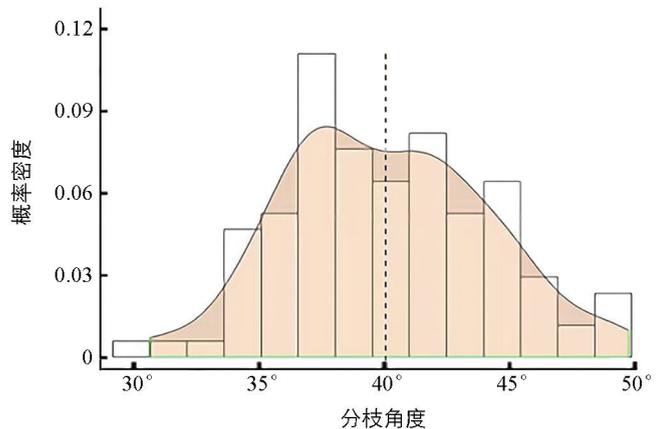
1.5 KEGG富集

KEGG采用R3.6.0/clusterProfiler包,在所定位的油菜QTL区间中,找到与油菜基因同源的拟南芥基因,利用R包中自带的拟南芥数据库,通过KEGG富集出可能参与的代谢通路.

2 结果与分析

2.1 一次分枝角度表型分析

DH群体一次分枝角度频数分布直方图和概率密度曲线如图1所示.利用统计学Kolmogorov-Smirnov方法检测到分枝角度性状(BT)服从正态分布(表1),表明一次分枝角度可能受主效基因控制,因此对分枝角度性状进行主效基因定位分析.



黑色虚线代表均值线.

图1 分枝角度频数分布直方图和概率密度曲线图

表1 分枝角度基本统计数据 and 标准正态验证

性状	平均数/ °	中位数/ °	标准偏差	最小值/ °	最大值/ °	范围/ °	内1/4距/ cm	偏斜度	峰度	显著性
分枝角度	40.2	40.1	4.0	30.7	49.3	18.6	5.6	0.1	0.4	0.2*

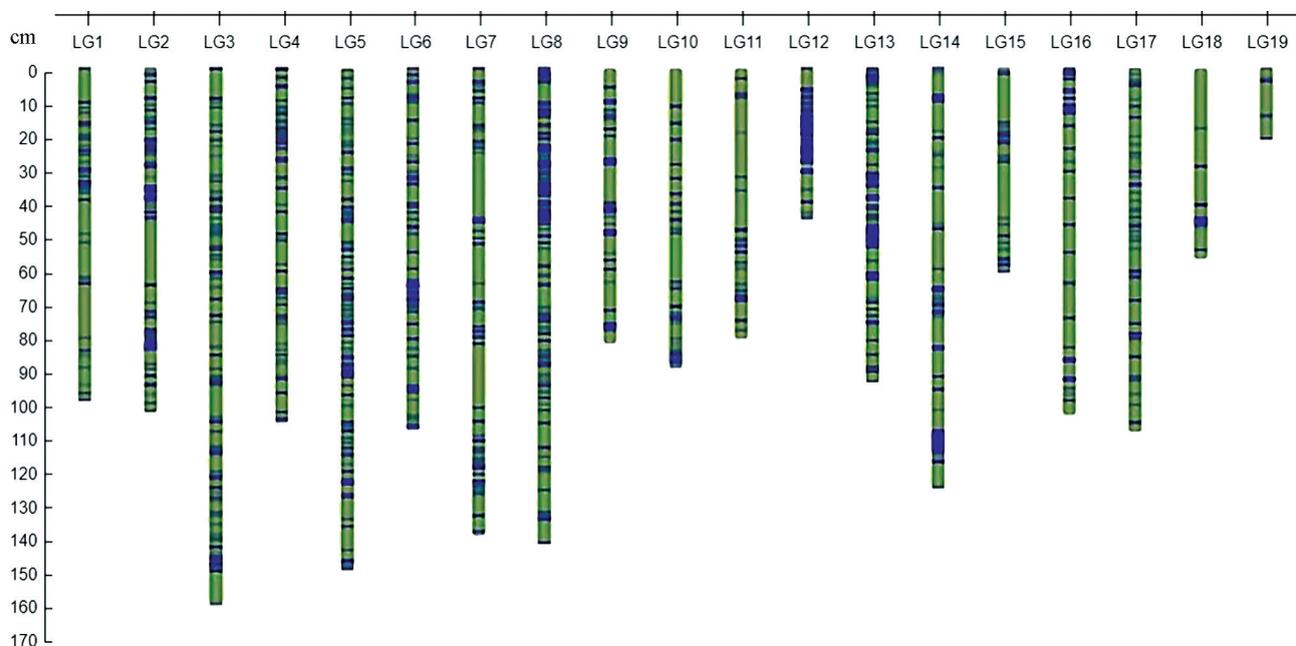
2.2 一次分枝角度GWAS分析

利用DH群体GBS简化测序获得的SNP数据(图2)和一次分枝角度表型数据进行GWAS定位分

析. QQ 图(图 3)表明, GLM 模型检测到的 P 值基本接近期望值, 具有较好的控制假阳性能力. 利用 GLM 模型对分枝角度进行关联定位, Manhattan 图展示分析结果(图 4), 当设置显著性阈值 $-\log_{10}(P) = 6.5$, 共检测到 8 个显著位点. 这 8 个显著位点都分布在 A07 染色体(表 2). 其中显著性最高位点为 3469428A07 和 3469437A07, $-\log_{10}(P)$ 为 8.08, 对表型变异的贡献率都为 30.72%. 其余位点的 $-\log_{10}(P)$ 值范围是 7.17~7.56, 可解释 25.21%~35.05% 的表型变异.

2.3 一次分枝角度候选基因挖掘

依据法国甘蓝型油菜参考组序列信息, 8 个显著的 SNP 位点区间内共有 49 个基因(表 3). 结合法国甘蓝型油菜基因序列和拟南芥同源基因序列注释这 49 个基因. *BnaA07g01910D* 和 *BnaA07g01920D* 基因与拟南芥基因 *AT5G13370* 和 *AT5G13360* 序列或结构域高度同源, 而拟南芥基因 *AT5G13370* 和 *AT5G13360* 编码与生长素合成相关的 GH3 家族蛋白. 已有多个文献研究结论推测分枝角度和生长素密切相关, 本研究在 GWAS 定位分枝角度 A07 染色体区间内, 令人意外地注释到了与生长素合成的油菜基因.



X 轴表示连锁群; Y 轴表示遗传距离(单位: cm); 蓝色为有效 SNP 标记.

图 2 连锁群标记分布图

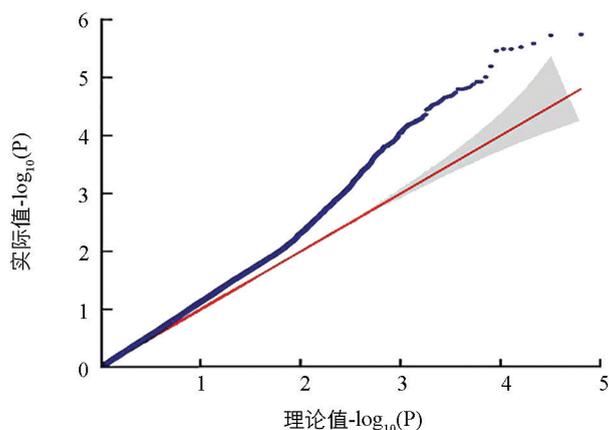


图 3 甘蓝型油菜一次分枝角度全基因组关联分析 QQ 图

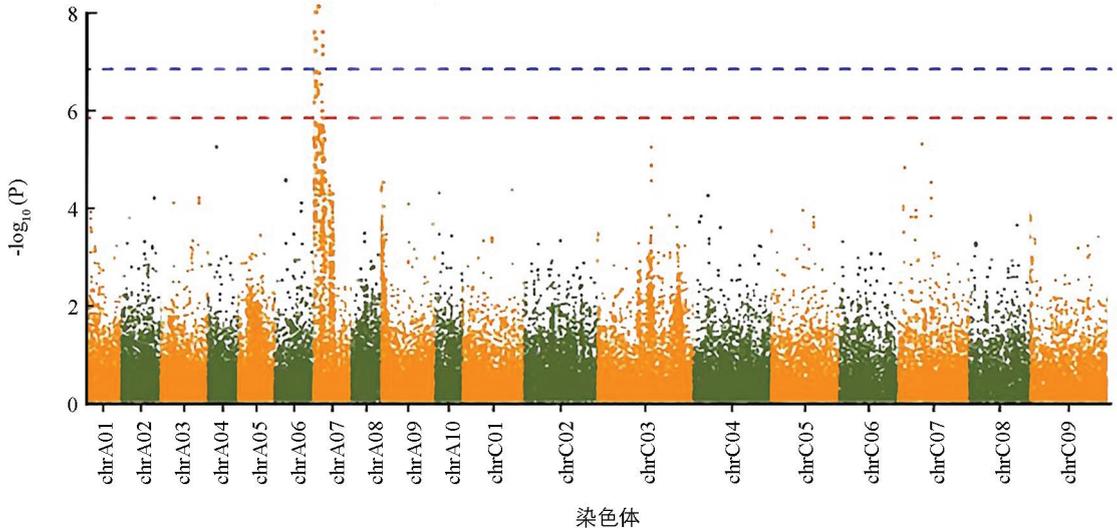


图 4 甘蓝型油菜一次分枝角度全基因组关联分析 Manhattan 图

表 2 甘蓝型油菜一次分枝角度显著关联位点

标记	染色体	位置/bp	$-\log_{10}(P)$	表型变异 $R^2/\%$
1593855A07	A07	1593855	7.17	25.56
955628A07	A07	955628	7.56	35.05
1975698A07	A07	1975698	7.42	27.53
3469428A07	A07	3469428	8.08	30.72
3469437A07	A07	3469437	8.08	30.72
6112275A07	A07	6112275	7.27	25.21
6112761A07	A07	6112761	7.11	24.89
6112776A07	A07	6112776	7.56	26.63

表 3 一次分枝角度候选基因鉴定

基因	物理位置	拟南芥同源基因	功能注释
<i>BnaA07g01250D</i>	A07:880078-882631	<i>AT2G18915</i>	LKP 功能结构域蛋白
<i>BnaA07g01260D</i>	A07:887275-887718	<i>AT1G49150</i>	未知蛋白质
<i>BnaA07g01270D</i>	A07:888337-889329		现有数据库未注释
<i>BnaA07g01280D</i>	A07:894732-897299	<i>AT2G18950</i>	尿黑酸异戊烯基转移酶 1
<i>BnaA07g01290D</i>	A07:954984-955559	<i>AT2G19000</i>	未知蛋白质
<i>BnaA07g01300D</i>	A07:957385-959544	<i>AT2G19010</i>	类 GDSL 脂肪酶/酰肼超家族蛋白
<i>BnaA07g01310D</i>	A07:963277-965057	<i>AT2G19080</i>	MTX 蛋白
<i>BnaA07g01320D</i>	A07:965253-967877	<i>AT2G19090</i>	功能未知蛋白
<i>BnaA07g01890D</i>	A07:1588800-1589455	<i>AT2G18160</i>	碱性亮氨酸拉链结构
<i>BnaA07g01900D</i>	A07:1589592-1589847	<i>AT2G18162</i>	保守肽上游开放阅读框 1
<i>BnaA07g01910D</i>	A07:1620269-1622330	<i>AT5G13360</i>	生长素响应的 GH3 家族蛋白
<i>BnaA07g01920D</i>	A07:1622405-1625177	<i>AT5G13370</i>	生长素响应的 GH3 家族蛋白

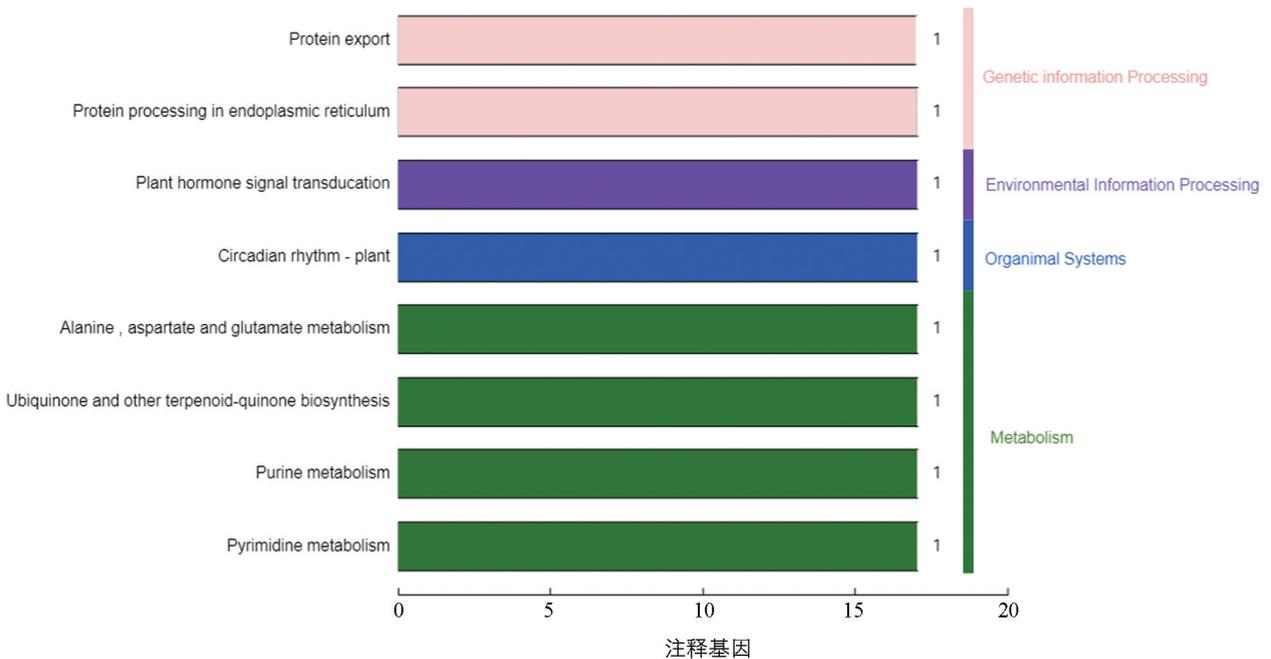
续表 3

基因	物理位置	拟南芥同源基因	功能介绍
<i>BnaA07g01930D</i>	A07:1625817-1627646	AT2G18170	MAP 激酶
<i>BnaA07g02050D</i>	A07:1736087-1736764	AT2G18090	PHD-finger 家族蛋白
<i>BnaA07g02370D</i>	A07:1958395-1962033	AT1G17150	果胶裂解酶类超家族蛋白
<i>BnaA07g02380D</i>	A07:1965177-1967546	AT2G17970	2-氧代戊二酸和铁依赖性氧合酶(2OGX)
<i>BnaA07g02390D</i>	A07:1993892-1995478	AT2G17950	WUSCHEL 转录因子基因
<i>BnaA07g02400D</i>	A07:2010320-2011061	AT2G17940	植物蛋白
<i>BnaA07g02410D</i>	A07:2033534-2037030	AT2G17900	SDG37 结构域组
<i>BnaA07g02420D</i>	A07:2037588-2041627	AT2G17890	钙依赖性蛋白激酶
<i>BnaA07g02430D</i>	A07:2041727-2042833	AT2G17870	冷休克结构域蛋白
<i>BnaA07g02440D</i>	A07:2069062 -2069879	AT2G17860	与致病相关的索马甜超家族蛋白
<i>BnaA07g02450D</i>	A07:2088116 -2090647	AT1G34300	凝集素蛋白激酶家族蛋白
<i>BnaA07g03540D</i>	A07:3191608-3193691		现有数据库未注释
<i>BnaA07g03550D</i>	A07:3196063-3201082	AT4G34450	伽马-2 相关蛋白
<i>BnaA07g03560D</i>	A07:3211009 -3214609	AT2G16250	富含亮氨酸重复蛋白激酶家族蛋白
<i>BnaA07g03610D</i>	A07:3266494-3268077	AT2G16400	类 BEL1 的同源域
<i>BnaA07g03620D</i>	A07:3268139-3268346		现有数据库未注释
<i>BnaA07g03630D</i>	A07:3280099-3282946	AT2G16405	与转导蛋白 WD40 重复类超家族蛋白
<i>BnaA07g03640D</i>	A07:3284891-3286482	AT2G16530	3-oxo-5-甾体 4-脱氢酶家族蛋白
<i>BnaA07g03650D</i>	A07:3288923-3290599	AT2G16570	GLN 磷酸核糖焦磷酸酰胺转移酶
<i>BnaA07g03820D</i>	A07:3493893-3496369	AT1G14080	岩藻糖基转移酶 6
<i>BnaA07g03830D</i>	A07:3502150-3503839	AT2G15310	ADP 核糖基化因子 B1A
<i>BnaA07g03840D</i>	A07:3508963-3510378	AT2G15290	叶绿体内膜转化酶 21
<i>BnaA07g03910D</i>	A07:3819037-3821557		现有数据库未注释
<i>BnaA07g04800D</i>	A07:5228086-5229045	AT5G26950	AG-like 同源基因 93
<i>BnaA07g05020D</i>	A07:5454921-5455876	AT3G25160	ER 腔内蛋白质保留受体家族蛋白
<i>BnaA07g05080D</i>	A07:5489430-5491175	AT3G25100	细胞分裂周期
<i>BnaA07g05090D</i>	A07:5497653-5498001	AT3G07800	胸苷激酶
<i>BnaA07g05100D</i>	A07:5500687-5501585	AT3G62750	β 葡糖苷酶 8
<i>BnaA07g05300D</i>	A07:5677248-5678750	AT3G24760	半乳糖氧化酶
<i>BnaA07g05470D</i>	A07:5811237-5812637		现有数据库未注释
<i>BnaA07g05480D</i>	A07:5812731-5814442		现有数据库未注释
<i>BnaA07g05610D</i>	A07:5907236-5909961	AT5G42020	腔结合蛋白
<i>BnaA07g05620D</i>	A07:5928009-5928590	AT3G24490	醇脱氢酶转录因子
<i>BnaA07g05770D</i>	A07:6092656-6094192	AT3G20250	Pumilio 蛋白 5
<i>BnaA07g05780D</i>	A07:6096155-6097279	AT5G47300	含 F-box 相互作用域的蛋白质
<i>BnaA07g05790D</i>	A07:6121559-6124494	AT3G23920	β 淀粉酶 1
<i>BnaA07g05800D</i>	A07:6134209-6135725	AT3G23930	未知蛋白质

继续对定位区间内的 49 个基因进行 KEGG 分析, 本研究发现 8 个基因分别富集到 8 个代谢通路上(表 4). *BnaA07g03650D* 在嘌呤代谢通路上, *BnaA07g01280D* 参与泛醌及其他萜类醌的生物合成, *BnaA07g05610D* 参与蛋白转运, *BnaA07g01250D* 参与生理周期调节, *BnaA07g05090D* 参与嘧啶代谢, *BnaA07g01910D* 在植物激素信号转导中起作用, *BnaA07g05610D* 参与内质网中的蛋白质加工, *BnaA07g03650D* 参与丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢, 而 *BnaA07g01920D* 却没有富集到任何通路上, 其余 40 个甘蓝型油菜基因也未被富集到任何代谢通路上(图 5). 本研究在 KEGG 网站上查询 ko04075 通路, 发现 *BnaA07g01910D* 参与的 GH3 家族蛋白负责细胞繁殖扩增的功能(图 6).

表 4 KEGG 富集表

代谢通路	节点	去冗余基因	基因数目	总基因数	基因名
Purine metabolism	ko00230	1	534	14 327	<i>BnaA07g03650D</i>
Ubiquinone and other terpenoid-quinone biosynthesis	ko00130	1	104	14 327	<i>BnaA07g01280D</i>
Protein export	ko03060	1	204	14 327	<i>BnaA07g05610D</i>
Circadian rhythm-plant	ko04712	1	117	14 327	<i>BnaA07g01250D</i>
Pyrimidine metabolism	ko00240	1	435	14 327	<i>BnaA07g05090D</i>
Plant hormone signal transduction	ko04075	1	983	14 327	<i>BnaA07g01910D</i>
Protein processing in endoplasmic reticulum	ko04141	1	566	14 327	<i>BnaA07g05610D</i>
Alanine, aspartate and glutamate metabolism	ko00250	1	228	14 327	<i>BnaA07g03650D</i>



横向为该代谢通路蛋白个数及占蛋白总数的比例, 纵向为 KEGG 代谢通路的名称.

图 5 KEGG 富集图示

PLANT HORMONE SIGNAL TRANSDUCTION

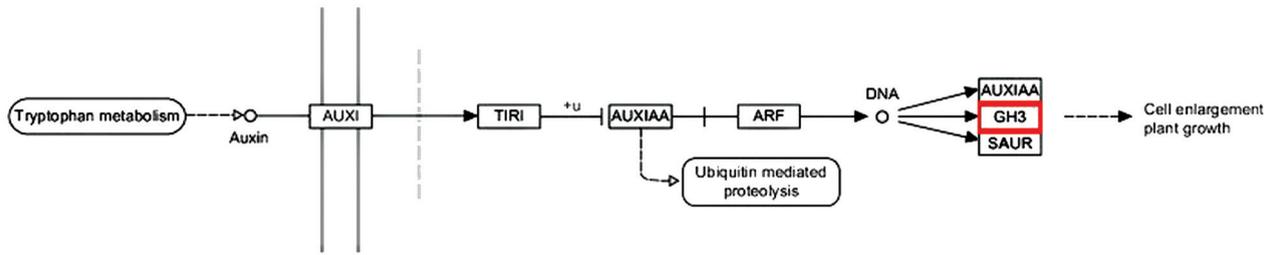


图 6 植物激素转运代谢通路

3 讨论

甘蓝型油菜第一次分枝角度与遗传基因密切相关. 李洪戈^[23]、张倩^[11]、汪文祥等^[15]利用 F_2 分离群体检测到甘蓝型油菜一次分枝角度由一对主效基因和多个微效基因共同控制. 本研究考察 DH 群体一次分枝角度表型以及利用简化测序 SNP 数据对此表型进行 GWAS 分析, 显示出一次分枝角度表型为一对主效基因的特点, 且一次分枝角度表型基因效应与以往学者的研究结论基本一致.

本研究通过 GWAS 分析流程检测到 8 个显著的 SNP 位点与一次分枝角度密切相关. 这 8 个 SNP 位点分别位于 A07 染色体 1.5Mb, 0.9Mb, 3.4Mb, 6.1Mb 附近, 此区间内分布有 49 个基因. 从传统 QTL 分析思路上可认为, 一次分枝角度在 A07 染色体上端部位有 3 个主效 QTL. 而张倩^[11]检测到 A01 染色体有 1 个分枝角度 QTL, 沈钰森^[13]发现位于 A03 上的 1 个 QTL 和 C03 上的 2 个 QTL 与分枝角度高度关联. 孙程明^[14]定位到 52 个显著 SNP 位点与分枝角度相关, 汪文祥等^[15]定位到 17 个分枝角度 QTL, 分析推测 C08 染色体上 1 个 QTL 可能控制甘蓝型油菜分枝角度. 因此, 不同作者使用不同群体利用不同分析方法得到的甘蓝型油菜分枝角度主效基因定位和 QTL 定位结论差异很大. 原因在于分枝角度是一个很复杂的生物学现象, 不仅受遗传基因作用, 还受激素和环境因素的影响.

GWAS 和传统 QTL 本质上都是寻找标记和性状之间的关联, 但 GWAS 与传统 QTL 相比较具有 3 个优势^[24]. ① 分辨率高. 基于家系群体如 BC_1 、 F_2 、RIL 都是先计算 Marker 之间的重组率, 再计算遗传距离, 从而推测 Marker 与性状之间的关联. 家系群体内发生的重组交换有限, 重组事件少, 在遗传过程中目标区块没有被完全打碎, 重组率分辨率不够导致鉴定的关联候选区域特别大. 而 GWAS 分析的自然群体内部随机交配多, 能够把连锁区块打得足够碎, 重组事件足够多, 定位到的区间足够小, 因此分辨率更高、更精确. ② 不需要构建家系群体, 节约时间和成本. BC_1 和 F_2 群体至少需要 2 年, RIL 群体需要 5 年以上, 而自然群体或 DH 群体需要年限短, 且群体内部保留了大量的遗传变异位点. ③ 能识别更多的等位基因. 传统 QTL 连锁分析针对双亲之间的差异目标性状, 家系群体只能分析一个性状, 而 GWAS 一次可以采集群体的多个性状同时进行分析.

本研究所用的 SNP 位点信息来源于 GBS 简化测序. 简化测序和全基因组重测序比较有很多不足. 简化测序是酶切全基因组, 对酶切位点附件的片段进行变异检测. 酶的选择、酶切效率、酶切位点在物种内的实际分布都影响着 SNP 数据的收集. 简化测序一般只能鉴定到几万个至 10 几万个 SNP, 而全基因组重测序能鉴定到 10 Mb 以上的 SNP 数据量^[25]. 因此, 在经费充足的情况下, 最理想的 GWAS 分析是对群体株系进行全基因组重测序, 才能确保染色体上分布足够密度的 SNP 位点.

本研究 DH 群体的一次分枝角度表型呈正态分布. GWAS 方法将一次分枝角度主效基因定位在 A07 染色体上. 定位区间内分析和注释了 49 个基因, KEGG 分析推测甘蓝型油菜一次分枝角度主效基因可能为编码 GH3 家族蛋白的 *BnaA07g01910D* 基因, 此基因负责细胞繁殖扩增, 影响分枝角度表型.

参考文献:

- [1] 汪文祥, 胡琼, 梅德圣, 等. 甘蓝型油菜分枝角度主基因+多基因混合遗传模型及遗传效应 [J]. 作物学报, 2016, 42(8): 1103-1111.
- [2] 刘蒙蒙, 谭彬, 郑先波, 等. 几个影响植物分枝角度的关键基因及其调控机制 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(7): 2815-2822.
- [3] 杜洋文, 邓先珍, 周席华, 等. 美国山核桃采穗圃修剪技术研究 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2020, 42(5): 95-101.
- [4] 李俞鑫, 李莲芳. 修枝与施肥对云南松生长、针叶性状和养分的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2022, 56(1): 50-60.
- [5] 刘建毅, 苗春. 油菜机械化收获对品种特性的需求 [J]. 中国种业, 2011(10): 12-13.
- [6] KUAI J, SUN Y Y, ZUO Q S, et al. The Yield of Mechanically Harvested Rapeseed (*Brassica napus* L.) can Be Increased by Optimum Plant Density and Row Spacing [J]. Scientific Reports, 2015, 5: 18835.
- [7] 王俊生, 田建华, 张继澍, 等. 紧凑型油菜株型性状的遗传及其与主要产量性状的相关性研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, 33(6): 7-12.
- [8] 曾川, 刘成家, 徐洪志, 等. 油菜株型育种研究进展 [J]. 中国农学通报, 2014, 30(12): 14-18.
- [9] 陈新军, 戚存扣, 浦惠明, 等. 甘蓝型油菜抗倒性评价及抗倒性与株型结构的关系 [J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(1): 54-57, 62.
- [10] 李扬, 顾慧, 戚存扣. 甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.) RIL 群体抗倒伏及其相关性状的 QTL 分析 [J]. 中国油料作物学报, 2014, 36(1): 10-17.
- [11] 张倩. 甘蓝型油菜主要株型性状的遗传分析和 QTL 初步定位 [D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- [12] 段秀建. 油菜株型相关性状的全基因组关联分析 [D]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [13] 沈钰森. 甘蓝型油菜外源渗入系株型相关性状的遗传分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [14] 孙程明. 甘蓝型油菜分枝角度和株高全基因组关联分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [15] 汪文祥, 储文, 梅德圣, 等. 基于 SNP 遗传图谱定位甘蓝型油菜分枝角度 QTL [J]. 作物学报, 2019, 45(1): 37-45.
- [16] WANG H, CHENG H T, WANG W X, et al. Identification of *BnaYUCCA6* as a Candidate Gene for Branch Angle in *Brassica Napus* by QTL-Seq [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 38493.
- [17] ZHANG X, GUAN Z, WANG L, et al. Combined GWAS and QTL Analysis for Dissecting the Genetic Architecture of Kernel Test Weight in Maize [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2020, 295(2): 409-420.
- [18] 张春, 赵小珍, 庞承珂, 等. 甘蓝型油菜千粒重全基因组关联分析 [J]. 作物学报, 2021, 47(4): 650-659.
- [19] 姜成红, 耿鑫鑫, 魏文辉, 等. 甘蓝型油菜株高 QTL 定位及主效 QTL 区间候选基因预测 [J]. 河南农业科学, 2017, 46(8): 27-31.
- [20] 张凤启, 程晓辉, 刘越英, 等. 甘蓝型油菜分枝数 QTL 定位及其候选基因预测 [J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(1): 15-20.
- [21] 王嘉, 荆凌云, 荐红举, 等. 甘蓝型油菜株高、第一分枝高和分枝数的 QTL 检测及候选基因筛选 [J]. 作物学报, 2015, 41(7): 1027-1038.
- [22] 龚桂芳. 马尾松产脂性状 EST-SSR 引物开发及关联分析 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2020.
- [23] 李洪戈. 甘蓝型油菜分枝角度和茎秆倒伏性状的遗传基础解析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [24] 库丽霞, 张君, 张伟强, 等. 作物株型相关性状分子机理的研究进展 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(5): 20-25.
- [25] 阮成江, 何祯祥, 钦佩. 我国农作物 QTL 定位研究的现状和进展 [J]. 植物学通报, 2003, 38(1): 10-22.